小果油茶上油茶象的产卵策略

李志文[1], 何立红[1], 杨柳君[1], 何 斌[2], 曾爱平[1,*]

(1. 湖南农业大学昆虫研究所, 植物病虫害生物学与防控湖南省重点实验室, 长沙 410128;
2. 湖南省益阳市资阳区林业局, 湖南益阳 413001)

摘要: 【目的】油茶象 *Curculio chinensis* Chevrolat 是我国特有木本油料树种——油茶 *Camellia* spp. 的专性蛀果害虫,常导致其大量落果。本文旨在揭示该虫发生危害与寄主果实大小的关系,并探讨其产卵行为策略。【方法】于油茶象产卵高峰期在小果油茶 *Camellia meiocarpa* 林随机采摘 960 个果实,清查油茶象刺孔数和窝卵数,并对果重、果长和果径进行了测量,用单因素方差分析比较产卵果、取食果和非受害果大小差异性,用线性回归分析果实特征对油茶象取食及产卵活动的影响。同时对油茶象雌虫进行了果实大小选择性试验,用配对样本 *t* 检验分析选择果与非选择果的大小差异性。【结果】在果重、果长、果径和果实体积方面,产卵果 > 取食果 > 非受害果($P < 0.01$),刺孔数、窝卵数和寄生率与果实大小呈极显著线性正相关($P < 0.01$),说明油茶象雌虫优先选择大果实取食和产卵。当两供试果实差异显著时,油茶象雌虫对大果实表现出明显的偏好选择性,危害 12 h 后,重受害果长度和直径都显著大于轻受害果($P < 0.01$)。油茶象雌虫每次只产 1 粒卵,卵单产是油茶象本身的属性,与果实特征无关。【结论】油茶象优先选择大果实取食,支持最优觅食理论。油茶象优先选择大果实产卵。窝卵数越小,油茶象种内竞争越弱,幼体正常发育并成功脱果的概率越高,适合度增加。卵单产是油茶象应对寄主果实食物资源限制作用的一种"风险分散"行为适应策略。

关键词: 油茶象; 小果油茶; 果实大小; 窝卵数; 选择性试验; 产卵策略

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2015)09-0981-08

Oviposition strategy of the camellia weevil, *Curculio chinensis* (Coleoptera: Curculionidae), on oil tea (*Camellia meiocarpa*)

LI Zhi-Wen[1], HE Li-Hong[1], YANG Liu-Jun[1], HE Bin[2], ZENG Ai-Ping[1,*] (1. Hunan Provincial Key Laboratory for Biology and Control of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Insect, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2. Forestry Bureau of Ziyang District Yiyang City Hunan Province, Yiyang, Hunan 413001, China)

Abstract: 【Aim】 The camellia weevil, *Curculio chinensis* Chevrolat, is an important pest attacking fruits of the oil tea *Camellia*, an endemic genus to China, and causes tremendous fruit drop of its host plants. To reveal the oviposition strategy of *C. chinensis*, we explored the relationships between oviposition activity of *C. chinensis* and the traits of its host fruit. 【Methods】 During the most active oviposition season, 960 fruits of *C. meiocarpa* were collected randomly from an oil tea (*Camellia meiocarpa*) farm. The number of punctures and clutch size of *C. chinensis*, as well as the weight, length and diameter of each fruit were measured, and the difference of fruit size among oviposition-punctured fruits, feeding-punctured fruits and non-damaged fruits was analyzed through one-way ANOVA (LSD), and the effect of fruit traits on feeding and oviposition activity was analyzed through linear regression model. A choice test of the pest on fruits size was carried out, and the difference of fruit size between selected and non-selected fruits was analyzed by paired-samples *t* test. 【Results】 Oviposition-punctured fruits of *C. meiocarpa* were significantly larger than feeding-punctured fruits, while the latters were significantly larger

基金项目: 湖南省现代农业产业技术体系(湘农业联 2012278 号); 湖南省科技厅项目(2010NK3011, 2011FJ4298); 湖南省教育厅项目(15C0672)
作者简介: 李志文, 男, 1976 年 8 月生, 湖南衡阳人, 硕士, 讲师, 主要从事昆虫生态、害虫防治等方面的研究, E-mail: lizhw809718@aliyun.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: apzengchina@163.com
收稿日期 Received: 2015-04-23; 接受日期 Accepted: 2015-06-23

than non-damaged fruits in terms of weight, length, diameter, and volume ($P<0.01$). The number of punctures, clutch size and weevil parasitism rate were positively correlated with fruit size ($P<0.01$), suggesting that parental weevils prefer larger fruits to feed and oviposite. The female adults of *C. chinensis* showed obvious preference to larger fruits when the difference of fruit size between the two fruits tested was significant, and heavily damaged fruits were significantly larger than lightly damaged fruits in terms of length and diameter after infection by female adults of *C. chinensis* for 12 h. Independent of host fruit traits, *C. chinensis* laid one egg in each puncture hole. 【Conclusion】 *C. chinensis* adults prefer larger fruits to feed, which supports the optimal foraging theory. *C. chinensis* adults also prefer larger fruits to oviposite. The small clutch size would reduce intraspecific competition *C. chinensis* between offsprings and increase the probability of larval development, and thus they would be more likely to successfully exit from host fruits. We infer that the single egg laying behavior in *C. chinensis* is a risk-spreading strategy, an adaptation toward limited food resource.

Key words: *Curculio chinensis*; *Camellia meiocarpa*; fruit size; clutch size; choice test; oviposition strategy

油茶象 *Curculio chinensis* Chevrolat 属鞘翅目(Coleoptera)象甲科(Curculionidae),是我国特有木本食用油料树种——油茶 *Camellia* spp. 专性蛀果害虫,在我国大多数油茶产区均有分布(徐磊等, 2011)。普通油茶 *Camellia oleifera*、小果油茶 *Camellia meiocarpa*、腾冲红花油茶 *Camellia reticulate* 和广宁红花油茶 *Camellia semiserrata* 均受其害(庄瑞林, 2008; 蔡守平等, 2011; 伍建榕等, 2012; 谢胤, 2012; 赵丹阳等, 2015),也可危害茶 *Camellia sinensis* 和刺锥栗 *Castanopsis hystrix*(张汉鹄和谭济才, 2004)。成虫取食以长喙上的口器咬住油茶果实,身体在果面上往返旋转,喙钻穿果皮后伸达种子内部,吸食种子汁液或咬食种仁。成虫钻过的果实表面可见黑色针孔状痕迹,称为刺孔。卵先产入刺孔,再由喙推入种内。一般5月上旬开始产卵,产卵盛期在6月中旬至7月上、中旬(周石涓, 1981)。幼虫蛀食种仁,在单个果实内发育,老熟后(5龄)将果咬一直径为3~5 mm的圆孔出果(李志文等, 2015),择松软潮湿土壤作土室滞育、化蛹及羽化(周石涓, 1981)。油茶象危害常导致大量落果(华正媛等, 2012; 赵丹阳等, 2012; 舒金平等, 2013),最严重的落果率可达96.6%(蒋三俊, 2009),严重影响油茶产量和品质。

目前有关油茶象的研究主要集中在危害程度和防控方面,有关其产卵行为策略的研究鲜有报道。据周石涓(1981)调查,油茶象一般每果只产1粒卵,少数2粒,其行为策略机制尚不明确。最优觅食理论(Charnov, 1976)认为,捕食者喜食具有最大净回报率的果实或种子。研究表明,油茶果实大小的变异普遍存在(黄勇, 2013; 谢一青等, 2014)。不同大小的果实营养物质多寡不同。油茶象取食之前必先钻穿果皮,投入、消耗甚巨,因此应当避免无效投入,选择具有更大回报和收益的大果实取食,以便补充更多的物质和能量,进而繁殖后代。此外,对油茶象幼虫而言,由于整个幼虫期生长发育都在单个寄主果实内完成,小果实对幼虫发育具有限制作用,大果实育出的幼虫体质量更大,更容易脱果(李志文等, 2014)。而幼虫体质量是影响其后代适合度的关键因素,体质量越大,潜在适合度相应增加(Reitz and Adler, 1995; Desouhant *et al.*, 2000; Bonal *et al.*, 2012)。由此可见,选择大果实取食或产卵,对油茶象有极其重要的意义。然而,目前相关野外调查并不支持此结论。蔡守平等(2011)于果实采收前对普通油茶和小果油茶杂交林调查表明,油茶象偏好选择果径为2.1~3.0 cm的中小果实危害。何立红等(2014)对小果油茶落果的研究表明,油茶象幼虫寄生率随果实增大反而降低。

鉴于上述研究所用果实(落果或采前摘果)并非产卵期果实,故有必要在油茶象产卵高峰期探讨寄主果实大小对油茶象取食和产卵活动的影响,并对雌虫进行果实大小选择性试验,期望为油茶象"选择大果实取食或产卵"提供更为直接的证据,同时探讨"卵单产"的行为策略机制。这有助于理解油茶象与寄主植物协同进化的机制,并为油茶象生态控制及油茶抗虫育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

调查的小果油茶林位于湖南省邵阳县五丰铺镇(26°56′14.93″N, 111°28′08.32″E, 海拔284 m)。该地位于邵阳县东南距县城约30 km处,属亚热带大陆性气候,光照充足,四季分明,年均气温17.1℃,

年均降水量 1 407 mm，空气相对湿度为 80%，全年无霜期 310 d。树龄为 50 ~ 60 a，高度为 2.5 ~ 4.5 m，由于多年未进行人工抚育等管理措施，林内郁闭度较高，林下植被较少，以白茅 *Imperata cylindrical* 为主，间有加拿大蓬 *Erigeron canadensis* 及蕨类（Pteridophyta）植物分布。

1.2　野外调查

采用平行线取样法，在试验地上、中、下坡各随机选取样树 10 株，于油茶象产卵高峰期（约 80% 的果实具黑色针孔状刺孔）随机采摘油茶果实。每样树按东南西北、上下层确定 8 个取样点，每点随机采摘果实 4 个。采摘的果实按样树编号分装入袋，带回实验室置于冷藏室供解剖检查（解剖工作 1 周内完成）。另外，定期收集样树冠下所有落果。调查时间从 7 月中旬开始至果实采收结束（油茶象引起落果的主要阶段），每隔 10 d 调查 1 次。收集的落果带回实验室，观察幼虫育出情况。

摘果的解剖。果实解剖前先清点刺孔数量，然后用电子天平（精确到 0.01 g）测量果重，用电子卡尺（精确到 0.01 mm）测量果长和果径。最后解剖果实和种子［小果油茶单果种子数 1 ~ 10 个，平均 2.10 ± 0.73 个（谢一青等，2014）］，清查虫卵数。将所得油茶象幼虫单头置入 1.8 mL 冷冻离心管中并编号，然后在显微成像系统（Moticam2306 + Motic Images plus 2.0 ML）下测量头壳宽（精确到 0.0001 mm），按李志文等（2015）方法判断幼虫虫龄。

落果育虫。每批次收集的落果选择未开裂，无幼虫钻出孔的果实，室温下置塑料杯中，一杯一果并编号，每天 6:00 – 12:00 和 14:00 – 23:00，每小时观察一次，如有幼虫钻出，立即移出幼虫并记录其数量。每批次果实连续 3 d 无幼虫钻出，认为幼虫已无足够活力脱果，不再进行观察。半个月后解剖所有果实，检查残留幼虫情况。

1.3　成虫选择性试验

油茶象成虫及供试果枝均采自湖南邵阳县五丰铺镇小果油茶林。成虫用插入水缸（缸的入口用塑料薄膜遮挡，防治油茶象跌落）的油茶果枝饲喂，果枝 3 d 置换 1 次。雌雄不分离，任其自然交配。

随机选择 15 头油茶象雌虫。选用当天采摘的新鲜果枝，去掉果枝上多余油茶果实，仅留大小不同 2 个果实，用电子卡尺（精确到 0.01 mm）测量果长、果径后将果实编号。然后将果枝插入水杯（杯口覆膜），使果实高度相同，置入纱网养虫笼（25 cm × 25 cm × 30 cm）后，再将单头油茶象雌虫在杯下释放。释放后 2 h 内每 10 min 观察 1 次，记录油茶象对果实大小的选择情况。连续钻果 5 ~ 10 min 以上或喙已部分钻入果皮内视为初选成功（钻穿果皮一般在 25 min 以上）。每天 8:00 和 20:00 更换油茶果枝。连续观察 2 d。供试果枝取出后，首先观察果皮上刺孔数量，然后解剖果实及种子，检查产卵情况。2 个果实中，首先比较卵粒数，如卵粒数相同再比较刺孔数，受害较重的果实视为油茶象偏好选择果实。

1.4　数据分析

本试验中，有关概念定义如下：

非受害果：未被油茶象成虫取食或产卵危害的果实，即果面无刺孔；受害果：被油茶象成虫取食或产卵危害的果实，即果面具刺孔，包括取食果和产卵果；取食果：油茶象成虫取食但未产卵的果实，即具刺孔，但解剖未发现卵或幼虫；产卵果：油茶象成虫产卵的果实，解剖可见卵或幼虫；窝卵数：产卵种子（或果实）中单个种子（或果实）所含卵、幼虫数量之和；寄生率：［产卵果/（产卵果 + 取食果 + 非受害果）］× 100%；有效寄生率：（窝卵数/刺孔数）× 100%；果实体积按椭球体积公式计算（李志文等，2014），即 $V = 4/3\pi ab^2 = 1/6\ 000\pi LD^2$（$cm^3$），式中：$a$ 为半长轴；b 为半短轴；L 为果长；D 为果径。

采用 SPSS 13.0 和 Origin 9.0 进行数据分析与作图。为了探讨寄生率、有效寄生率与果实大小的关系，先计算不同分布区间平均果实大小及寄生率和有效寄生率，然后再进行统计分析。用卡方检验 Chi-square test 分析落果中窝卵数不同时幼虫存活率差异性；用单因素方差分析 one-way ANOVA（LSD）比较产卵果、取食果和非受害果大小差异性；用线性回归（linear regression）拟合油茶象危害特征与果实大小的关系；用配对样本 t 检验（paired-samples t test）分析选择果与非选择果或重受害果与轻受害果果实大小的差异性；用 Mann-Whitney 非参数检验分析油茶象雌虫不同时段钻孔或产卵的差异性。方差分析前对果实特征数据进行对数转换。

2　结果

2.1　油茶象在小果油茶上的产卵危害情况

随机采摘的 960 个果实中，受害果 795 个，占 82.8%。受害果刺孔数最多可达 11 个/果，主要分布在 1 ~ 6 个之间，占 95.7%。产卵果 411 个，占 42.8%。图 1 表明，产卵果中，窝卵数为 1 或 2 的果实分别占 71.0% 和 23.1%；窝卵数最大值为 5，随

着窝卵数增大,产卵果频次分布逐渐降低;窝卵数为5的果实仅占0.2%(1个果)。在窝卵数较大的果实中,油茶象幼体(卵或幼虫)间发育并非完全一致,存在卵与幼虫,或不同虫龄幼虫并存的情况。411个产卵果实中,530个种子具卵,种子中窝卵数最大值为2。窝卵数为1的种子500个,占94.3%,窝卵数为2的种子30个,仅占5.7%(图1),且2个幼体多位于不同刺孔中。同一刺孔具2粒卵的现象非常少见,仅1例。

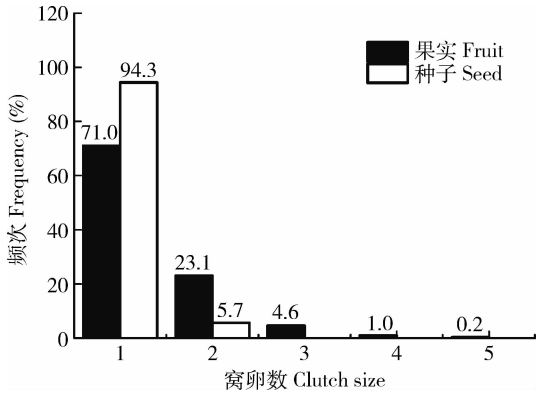

图1 小果油茶产卵果和产卵种子中油茶象窝卵数频次分布

Fig. 1 Frequency distribution of clutch size of *Curculio chinensis* in oviposition-punctured fruits and oviposition-punctured seeds of *Camellia meiocarpa*

2.2 油茶象在小果油茶落果中的窝卵数及其幼虫存活率

落果中具幼虫的440个果实中,自由钻出幼虫356头,未脱果幼虫少数尚存活(14头存活,余89头死亡),由于果皮已高度硬化,实际上已无钻出的可能性,故本试验中当作死虫处理。表1表明,单个落果中最多发现2头幼虫,窝卵数最大值为2,远小于产卵高峰期摘果(最大窝卵数为5)。当窝卵数为1时,幼虫正常发育且成功脱果存活的概率为78.9%,显著高于窝卵数为2时幼虫存活率63.2%($P<0.05$)。

2.3 油茶象危害与小果油茶果实大小的关系

调查表明(表2),在果重、果长、果径和果实体积方面,产卵果>取食果>非受害果,三者差异显著($P<0.05$, ANOVA: LSD)。刺孔数、窝卵数及寄生率与果实大小显著线性正相关($P<0.01$),但有效寄生率随果实增大反而下降($P<0.01$)。除刺孔数与果径的拟合优度(Adj. R^2 值)略低于与果重外,窝卵数、寄生率及有效寄生率与果径的拟合优度均最高,表示油茶象危害特征的4个变量与果长的拟合优度均最低(表3和4)。这说明油茶象危害与果径关系最为密切,对大果实的选择主要通过果径来实现。

表1 油茶象幼虫在小果油茶落果中存活率

Table 1 Survival rate of *Curculio chinensis* larvae inside *Camellia meiocarpa* fruits

窝卵数 Clutch size	落果数量 Number of fruit drop	未脱果幼虫 Number of larvae in fruits	脱果幼虫 Number of larvae exited	存活率(%) Survival rate	卡方检验 Chi-square test
1	421	89	332	78.9	$\chi^2=4.937$, $P=0.026$
2	19	14	24	63.2	
合计 Total	440	103	356	77.6	

表2 受油茶象危害的小果油茶产卵果、取食果及非受害果果实特征比较

Table 2 Comparison of traits among oviposition-punctured fruits, feeding-punctured fruits and non-damaged fruits of *Camellia meiocarpa* infested by *Curculio chinensis*

果实类型 Fruit category	样本大小 Sample size	果重(g) Fruit mass	果长(mm) Fruit length	果径(mm) Fruit diameter	果实体积(cm^3) Fruit volume
产卵果 Oviposition-punctured fruits	411	3.425±1.259 a	20.065±3.125 a	17.523±2.617 a	3.389±1.430 a
取食果 Feeding-punctured fruits	384	2.906±1.164 b	19.152±2.788 b	16.221±2.371 b	2.766±1.114 b
非受害果 Non-damaged fruits	165	2.096±0.831 c	17.374±2.810 c	14.575±2.305 c	2.058±1.005 c

表中数值为平均值±标准差,同列数据后不同字母表示0.05水平差异显著(ANOVA: LSD)。Data in the table are mean ± *SD*, and different letters following the data within a column indicate significant difference at the 0.05 level (ANOVA: LSD).

2.4 油茶象雌虫对果实大小的选择性

60次选择实验中,57次观测到初选结果。选择大果实以果长计43次,占75.4%,以果径计47次,占82.5%。配对样本 t 检验表明(表5),当油茶象雌虫选择大果实时,选择果实与非选择果实在果长($t=7.940$, $P=0.000$)和果径($t=9.222$, $P=0.000$)方面均达差异显著水平;当油茶象雌虫选择较小果实时,选择果与非选择果无论果长($t=1.519$, $P=0.153$)还是果径($t=2.111$, $P=0.064$)均不达差异显著水平。油茶象危害12 h后,重受害果长度和直径均显著大于轻受害果(表6, $P<0.01$)。

表7表明,油茶象20:00-次日8:00平均钻孔

表 3　油茶象危害刺孔数和窝卵数与小果油茶果实大小的关系

Table 3　Relationships between the number of punctures and clutch size of *Curculio chinensis* and the fruit size of *Camellia meiocarpa*

危害特征 Damage characteristics	果实特征 Fruit traits	样本大小 Sample size	参数估计 Parameter estimate		拟合效果 Fitting effect		
			a	*b*	Adj. R^2	*F*	*P*
刺孔数 Number of punctures	果重 Fruit mass	960	0.7984	−0.2908	0.288	388.081	0.000
	果长 Fruit length	960	0.2612	−2.9294	0.188	222.773	0.000
	果径 Fruit diameter	960	0.3631	−3.8929	0.275	364.200	0.000
	果实体积 Fruit volume	960	0.7319	−0.0347	0.275	365.233	0.000
窝卵数 Clutch size	果重 Fruit mass	960	0.2153	−0.0603	0.114	123.778	0.000
	果长 Fruit length	960	0.0634	−0.6367	0.060	61.888	0.000
	果径 Fruit diameter	960	0.1068	−1.1783	0.129	143.229	0.000
	果实体积 Fruit volume	960	0.2036	−0.0092	0.116	126.332	0.000

方程模型 Equation model：$y = ax + b$. 表 4 同。The same for Table 4.

表 4　油茶象寄生率和有效寄生率与小果油茶果实大小的关系

Table 4　Relationships between the parasitism rate and valid parasitism rate of *Curculio chinensis* and the fruit size of *Camellia meiocarpa*

危害特征 Damage characteristics	果实特征 Fruit traits	组数 Class number	参数估计 Parameter estimate		拟合效果 Fitting effect		
			a	*b*	Adj. R^2	*F*	*P*
寄生率* Parasitism rate	果重 Fruit mass	12	8.9100	15.9585	0.758	35.395	0.000
	果长 Fruit length	13	3.1381	−16.6310	0.485	12.286	0.005
	果径 Fruit diameter	12	5.8748	−54.5206	0.857	66.852	0.000
	果实体积 Fruit volume	12	9.2328	16.4857	0.792	42.776	0.000
有效寄生率** Valid parasitism rate	果重 Fruit mass	12	−0.0854	0.8935	0.726	30.193	0.000
	果长 Fruit length	13	−0.0329	1.2741	0.582	17.694	0.001
	果径 Fruit diameter	12	−0.0453	1.4107	0.831	54.985	0.000
	果实体积 Fruit volume	12	−0.0889	0.9363	0.787	41.522	0.000

* 对所有采摘果实进行分组 All the picked fruits were grouped；** 对产卵果实进行分组 The oviposition-punctured fruits were grouped.

1.80 ± 0.85 个，稍大于 8:00 − 20:00 平均钻孔数（1.53 ± 0.73个），但差异不显著（$Z = -1.240$，$P = 0.215$）；20:00 − 次日 8:00 平均产卵数 0.63 ± 0.72 粒，稍大于8:00 − 20:00 平均产卵数（0.43 ± 0.57 粒），差异亦不显著（$Z = -1.082$，$P = 0.279$）。从表 7 还可以看出，油茶象单雌在两个时间段最多钻孔数均为 3 个，最多产卵数分别为 2 粒和 3 粒。据此推断，油茶象单雌 1 d 最多钻孔约 6 个，最多产卵约 5 粒。

表 5　油茶象对小果油茶果实大小的初选结果

Table 5　Fruit size of *Camellia meiocarpa* selected by *Curculio chinensis* firstly

选择特征 Fruit traits selected	样本大小 Sample size	选择果实(mm) Selected fruits	非选择果实(mm) Non-selected fruits	配对样本 *t* 检验 Paired-samples *t* test	
				t	*P*
果长 Fruit length	43	19.914 ± 2.949	17.488 ± 2.891	7.940	0.000
	14	17.979 ± 2.276	18.821 ± 2.784	1.519	0.153
果径 Fruit diameter	47	18.182 ± 1.769	15.914 ± 2.074	9.222	0.000
	10	16.658 ± 1.820	17.546 ± 1.815	2.111	0.064

表中数值为平均值 ± 标准差；表 6 同。Data in the table are mean ± *SD*. The same for Table 6.

表 6　油茶象雌成虫危害 12 h 后小果油茶重受害果与轻受害果大小比较

Table 6　Comparison of fruit size between heavily and lightly damaged fruits of *Camellia meiocarpa* infested by female adults of *Curculio chinensis* for 12 h

果实特征 Fruit traits	重受害果 Heavily damaged fruits	轻受害果 Lightly damaged fruits	配对样本 *t* 检验 Paired-samples *t* test		
			t	*df*	*P*
果长 Fruit length	19.37 ± 2.93	18.04 ± 2.92	3.848	59	0.000
果径 Fruit diameter	17.97 ± 1.82	16.23 ± 2.18	6.109	59	0.000

表 7 油茶象单雌成虫不同时段内在小果油茶上的刺孔数和产卵量

Table 7 Number of punctures and the number of eggs laid per female adult of *Curculio chinensis* in *Camellia meiocarpa* fruits during different time period

	时间段 Time period	观测次数 Observation number	平均值 Mean ± *SD*	最小值 Minimum	最大值 Maximum	Mann-Whitney 检验 Mann-Whitney test	
						Z	*P*
刺孔数 Number of punctures	8:00 – 20:00	30	1.53 ± 0.73	1	3	– 1.240	0.215
	20:00 – 8:00	30	1.80 ± 0.85	1	3		
产卵量 Number of eggs laid	8:00 – 20:00	30	0.43 ± 0.57	0	2	– 1.082	0.279
	20:00 – 8:00	30	0.63 ± 0.72	0	3		

3 结论与讨论

3.1 油茶象危害及相关生物学特性

本次调查显示,研究样地 82.8% 的果实受到油茶象成虫危害,寄生率高达 42.8% 。考虑到该虫危害期长,实际情况应当更为严重。受油茶象危害果实常提前下落,落果寄生率高达 71. 9% (李志文等, 2014),与预期相符。对产卵果解剖发现,产卵高峰期只有少量种子“固化”,多数处于“流质”状态。卵多发现于被吸干汁液的种皮间,少数存在于雌虫咬食固态种子而形成的孔洞中。这说明雌虫产卵前必先吸干液态种子汁液或咬食部分固态种仁形成孔洞,为产卵做好准备的同时,也可使其自身获得必要的物质能量补充。据周石涓(1981)报道,油茶象成虫寿命长,产卵期达 150 d 左右,每雌产卵 28 ~ 120 粒。本实验室内测定表明,单雌平均每天钻孔 3.33 个(1 d 中不同时段平均钻孔数相加,下同),产卵 1.06 粒,产卵期最长 100 余天,与上述报道基本吻合。油茶象成虫喜阴湿环境,6:00 – 9:00 及 16:00 – 18:00 较为活跃(周石涓, 1981)。本文研究表明,油茶象夜晚(20:00 – 次日 8:00)比白昼(8:00 – 20:00)危害更甚,尽管差异不显著($P > 0.05$)。事实上,产卵高峰期天气炎热,而夜晚最低气温一般高于 21℃,非常适合油茶象活动。

3.2 油茶象对果实大小的选择性及其行为机制

产卵高峰期野外调查表明,在果重、果长、果径和果实体积方面,产卵果 > 取食果 > 非受害果。随着寄主果实增大,刺孔数、窝卵数及寄生率均显著线性增加($P < 0.01$)。这说明油茶象成虫偏好选择大果实取食,支持最优觅食理论;雌虫选择更大果实产卵,支持李志文等(2014)认为油茶象为增加后代适合度应该选择大果实产卵的观点。雌虫对果实大小选择性试验表明,油茶象大多数情况下优先选择大果实,以果长衡量达 75.4% ,以果径衡量达 82.5% 。当选择较小果实时,分析表明两供试果实差异不显著($P > 0.05$),说明雌虫选择小果实是由于判断困难引起的。危害 12 h 后,重受害果长度和直径均显著大于轻受害果(表 6, $P < 0.01$)。这从行为学上进一步证明了油茶象雌虫具有偏好选择大果实取食或产卵的习性。有关象虫属 *Curculio* 昆虫选择大果实或种子的报道已有很多。王学等(2008)研究表明,柞栎象 *Curculio arakawai* 虫卵数与蒙古栎 *Quercus mongolica* 种子大小正相关。栗实象 *Curculio davidi* 幼虫取食率随锥栗 *Castanopsis chinensis* 种子尺寸增大有增加的趋势(彭闪江和徐国良, 2005),其窝卵数与槲栎 *Quercus aliena* 种子大小呈明显的线性正相关(刘文静等, 2010; Dong *et al.*, 2012)。曹令立等(2013)对栓皮栎 *Quercus variabilis* 的研究亦表明,象甲虫卵数与其寄主种子体积正相关。对内寄生昆虫而言,选择较大寄主(如果实或种子)意味着可供利用的食物资源增多,育出的后代体质量更大(Bonal and Muñoz, 2009; 张晓岚等, 2009; 李志文等, 2014),适合度增加。油茶象成虫主要以寄主种仁为食,且雌虫产卵前必先取食产卵果部分种仁以补充能量,因此选择大果实不仅是增加后代适合度的需要(李志文等, 2014),也是亲代雌虫减少投入,获取最大净回报的客观要求。

油茶象取食产卵等行为受多种因素的影响。据周石涓(1981)报道,该虫性喜温湿。产卵高峰期天气炎热。作者采用“震落法”捕获油茶象成虫时,果多、林密及近地处成虫较多。观察表明,阳光照射充足的果实往往(略)呈红色,受害较轻。野外调查受各种因素综合影响。但本实验表明,即使在众多因素干扰下,油茶象取食和产卵活动与果实大小的关系仍然极为显著(表 3 和 4, $P < 0.01$),这揭示了食物资源限制对油茶象取食或产卵行为起着决定性作用。

前人研究结果与本文存在较大差异,可能与寄

主植物种类及调查方法有关。蔡守平等(2011)调查林地为小果油茶与普通油茶杂交林。林中小果油茶果径 1.8 ~ 2.8 cm,平均 2.2 cm,普通油茶果径 1.8 ~ 4.7 cm,平均 3.3 cm。油茶象对果径为 2.1 ~ 3.0 cm 的果实危害最重,考虑到该虫危害小果油茶较普通油茶严重,故此径阶油茶可能主要是由小果油茶中、大型果实构成,固本质上与本文结论并不矛盾。何立红等(2014)对小果油茶落果的调查表明,尽管幼虫寄生率随果实体积增大反而降低,但仍认为不足以得出油茶象偏好选择较小果实产卵的结论。因为导致油茶落果的原因较多(如病、虫害,机械损伤等),产卵高峰期果实多为幼果,不同类型果实发育速率不同,虫蛀果实发育相对缓慢或停止发育,从而导致果实增大寄生率反而降低的结果。研究表明,栗实象幼虫取食率与母树采集的锥栗种子大小呈线性正相关,而与地表收集的种子大小呈现抛物线变化(彭闪江和徐国良, 2005)。

3.3　油茶象卵单产及其行为机制

结果表明,小果油茶果实中窝卵数最大值为 5,种子中窝卵数最大值为 2,窝卵数为 1 的果实或种子频次分布最高,分别占 69.0% 和 96.3%(图 1),与周石涓(1981)调查结果基本一致。本试验还发现,在窝卵数较大的果实中,油茶象个体间发育并非完全一致。种子中,窝卵数为 2 时,两幼体分别位于不同的刺孔中。这说明窝卵数大于 1 的情况,是由不同雌虫或同一雌虫多次产卵所致。也就是说,油茶象雌虫每次只产 1 粒卵。卵单产是油茶象雌虫本身的固有属性,与果实特征无关。之所以出现窝卵数与果实大小正相关(表 3)的情况,是选择大果实与多次选择的必然结果。

一般认为,窝卵数是产卵代价、亲代生理状态(如寿命、怀卵量等)和子代适合度等多方面权衡的结果,具有种的特异性(Lack, 1954)。对内寄生昆虫而言,幼虫适合度(如存活率、体重等)通常随窝卵数增大而降低(Weis *et al.*, 1983; Godfray *et al.*, 1991; Freese and Zwölfer, 1996; Desouhant *et al.*, 2000)。本研究表明,落果窝卵数最大值为 2,小于摘果窝卵数最大值 5。说明窝卵数较大时,存在激烈的种内竞争。特别是处于同一种子内或相邻种子间,由于食物资源的限制,只有少数竞争力强的个体能正常完成发育,从而导致落果窝卵数降低。只有在种子较多的少数果实中,由于物理阻隔作用,才存在 2 头幼虫并存的现象。研究表明,随着窝卵数增加,果实大小对幼虫生长限制作用显著增强(李志文等, 2014)。窝卵数较小时,幼虫成功脱果的概率显著升高(表 2)。很显然,在寄主果实食物资源限制条件下,油茶象雌虫在同一寄主果实中产多粒卵,意味着激烈的种内竞争,大大降低其繁殖适合度。将卵尽可能地分配到不同寄主果实中,不仅降低了后代种内竞争的风险,而且使每个后代均能获得所寄生果实的全部食物资源,有利于增加后代适合度。由此可见,卵单产很可能是油茶象与寄主果实在长期协同进化过程中,应对食物资源限制的一种“风险分散”行为适应策略。

这种策略在种群密度小,寄主果实足够多的情况下非常有效。即使寄主果实有限,也可以通过选择大果实而尽量降低种内竞争的不利影响。从表 3 和 4 可以看出,尽管随着果实增大,窝卵数、寄生率显著增加($P < 0.01$),但有效寄生率却是降低的($P < 0.01$),这说明油茶象可能存在某种对卵或幼虫的识别机制,以尽量将后代分散在不同寄主果实中。

综合上述分析可知,“选择大果实”和“卵单产”是油茶象应对寄主食物资源限制的两种行为适应策略。两者相互联系,密不可分,至少在“油茶象-小果油茶”系统中是如此。

参考文献(References)

Bonal R, Hernándes M, Ortego J, Muñoz A, Espelta JM, 2012. Positive cascade effects of forest fragmentation on acorn weevils mediated by seed size enlargement. *Insect Conservation and Diversity*, 5(5): 381 – 388.

Bonal R, Muñoz A, 2009. Seed weevils living on the edge: pressures and conflicts over body size in the endoparasitic *Curculio* larvae. *Ecological Entomology*, 34: 304 – 309.

Cai SP, He XY, Li ZZ, Xiong Y, Huang JS, Zhou SY, 2011. Study on damage of *Curculio chinensis* on *Camellia oleifera* fruit. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 38(2): 14 – 16. [蔡守平, 何学友, 李志真, 熊瑜, 黄金水, 周世炎, 2011. 油茶象危害油茶果实的初步研究. 福建林业科技, 38(2): 14 – 16]

Cao LL, Dong Z, Liu WJ, Lei JJ, Shen Z, Yang YQ, 2013. Relationship between insect infestation and seed rain dynamics of oriental cork oak (*Quercus variabilis*). *Journal of Henan Agricultural Science*, 42(1): 77 – 81. [曹令立, 董钟, 刘文静, 雷晶洁, 申圳, 杨月琴, 2013. 栓皮栎橡子虫蛀特征与种子雨进程的关系. 河南农业科学, 42(1): 77 – 81]

Charnov EJ, 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129 – 136.

Desouhant E, Debouzie D, Ploye H, Menu F, 2000. Clutch size manipulations in the chestnut weevil, *Curculio elephas*: fitness of oviposition strategies. *Oecologia*, 122: 493 – 499.

Dong Z, Cao LL, Yi XF, 2012. Adaptive strategies of weevil larvae in the superparasitized acorns of the oriental white oak, *Quercus aliena* (Fagaceae). *Acta Entomol. Sin.*, 55(7): 825 – 831. [董钟, 曹令立, 易现峰, 2012. 槲栎超寄生橡子内象甲幼虫的适应对策.

昆虫学报, 55(7): 825 – 831]

Freese G, Zwölfer H, 1996. The problem of optimal clutch size in a tritrophic system: the oviposition strategy of the thistle gallfly *Urophora cardui* (Diptera: Tephritidae). *Oecologia*, 108: 293 – 302.

Godfray HCJ, Patridge L, Harvey PH, 1991. Clutch size. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 22: 409 – 429.

He LH, Li ZW, Liu JJ, Si JY, Zeng AP, 2014. Correlation between damage of *Curculio chinensis* and fruit traits of *Camellia meiocarpa*. *Scientia Silvae Sinicae*, 50(12): 151 – 155. [何立红, 李志文, 刘劲军, 司嘉怡, 曾爱平, 2014. 油茶象危害与小果油茶果实特征的相关性. 林业科学, 50(12): 151 – 155]

Hua ZY, Wang JT, Liu J, Wang HJ, Shu JP, Xu TS, 2012. Insect pests of *Camellia oleifera* and their natural enemies in Quzhou, China. *Journal of Zhejiang Agriculture and Forestry University*, 29(2): 232 – 243. [华正媛, 王井田, 刘剑, 王浩杰, 舒金平, 徐天森, 2012. 衢州市油茶害虫及天敌种类调查. 浙江农林大学学报, 29(2): 232 – 243]

Huang Y, 2013. Population genetic structure and interspecific introgressive hybridization between *Camellia meiocarpa* and *C. oleifera*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24(8): 2345 – 2352. [黄勇, 2013. 小果油茶与普通油茶居群遗传结构及种间杂交渐渗. 应用生态学报, 24(8): 2345 – 2352]

Jiang SJ, 2009. Control of the camellia weevil. *Special Economic Animal and Plant*, 12(8): 54. [蒋三俊, 2009. 油茶象鼻虫的防治. 特种经济动植物, 12(8): 54]

Lack D, 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford University Press, New York. 343 pp.

Li ZW, He LH, Ma L, Xia J, Zeng AP, 2014. Influence of fruit size of *Camellia meiocarpa* on growth of oil tea weevil, *Curculio chinensis* (Coleoptera: Curculionidae). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25(12): 3580 – 3586. [李志文, 何立红, 马玲, 夏姣, 曾爱平, 2014. 果实大小对油茶象幼虫生长的影响. 应用生态学报, 25(12): 3580 – 3586]

Li ZW, He LH, Xia J, Ma L, Zeng AP, 2015. Determination of larval instars of the camellia weevil, *Curculio chinensis* (Coleoptera: Curculionidae). *Acta Entomol. Sin.*, 58(2): 181 – 189. [李志文, 何立红, 夏姣, 马玲, 曾爱平, 2015. 油茶象幼虫虫龄的划分. 昆虫学报, 58(2): 181 – 189]

Liu WJ, Wang GY, Niu KK, Jiao GQ, Yu F, Yi XF, 2010. Insect acorn predation over the seed rain of *Quercus aliena*. *Acta Entomol. Sin.*, 53(4): 436 – 441. [刘文静, 汪广银, 牛可坤, 焦广强, 于飞, 易现峰, 2010. 槲栎种子雨进程中昆虫的捕食特征. 昆虫学报, 53(4): 436 – 441]

Peng SJ, Xu GL, 2005. Seed traits of *Castanopsis chinensis* and its effects on seed predation patterns in Dinghushan Biosphere Reserve. *Ecology and Environment*, 14(4): 493 – 497. [彭闪江, 徐国良, 2005. 鼎湖山锥栗种子特征及其对动物取食格局的影响. 生态环境, 14(4): 493 – 497]

Reitz SR, Adler PH, 1995. Fecundity and oviposition of *Eucelatoria bryani*, a gregarious parasitoid of *Helicoverpa zea* and *Heliothis virescens*. *Entomol. Exp. Appl.*, 75: 175 – 181.

Shu JP, Teng Y, Liu J, Zhang YB, Wang HJ, 2013. Preliminary analysis on the causes of pre-harvest fruit drop in *Camellia oleifera*. *China Plant Protection*, 33(1): 9 – 14. [舒金平, 滕莹, 刘剑, 张亚波, 王浩杰, 2013. 油茶采前落果原因初步分析. 中国植保导刊, 33(1): 9 – 14]

Wang X, Xiao ZS, Zhang ZB, Pan HC, 2008. Insect seed predation and its relationships with seed crop and seed size of *Quercus mongolica*. *Acta Entomol. Sin.*, 51(2): 161 – 165. [王学, 肖治术, 张知彬, 潘红春, 2008. 昆虫种子捕食与蒙古栎种子产量和种子大小的关系. 昆虫学报, 51(2): 161 – 165]

Weis AE, Price PW, Lynch M, 1983. Selective pressures on clutch size in the gall maker *Asteromyia carbonifera*. *Ecology*, 64: 688 – 695.

Wu JR, Mu LJ, Lin M, Yang GF, Fu W, Duan CB, 2012. Investigation on the diseases and pest insects in *Camellia reticulata* f. *simpex* Sealy in western Yunnan Province. *Forest Pest and Disease*, 31(1): 22 – 26. [伍建榕, 穆丽娇, 林梅, 杨光富, 付文, 段成波, 2012. 滇西地区红花油茶主要病虫害种类调查. 中国森林病虫, 31(1): 22 – 26]

Xie Y, 2012. Investigation on pests, parasitic plants of *Camellia* old trees and its protection recommendations. *Forest Inventory and Planning*, 36(6): 77 – 80. [谢胤, 2012. 腾冲红花油茶古树病虫、寄生植物危害调查及保护建议. 林业调查规划, 36(6): 77 – 80]

Xie YQ, Yao XH, Li ZZ, Huang Y, 2014. Analysis of genetic difference and relationship of *Camellia meiocarpa* native varieties by morphology and AFLP markers. *Forest Research*, 27(2): 201 – 207. [谢一青, 姚小华, 李志真, 黄勇, 2014. 小果油茶农家品种间遗传差异及亲缘关系分析. 林业科学研究, 27(2): 201 – 207]

Xu L, Pan YZ, Huang YY, 2011. Predicting the potential geographical distribution of *Curculio chinensis* Cheveolat. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 38(4): 55 – 58. [徐磊, 潘涌智, 黄阳洋, 2011. 油茶象的潜在分布区预测. 福建林业科技, 38(4): 55 – 58]

Zhang HH, Tan JC, 2004. Chinese Tea Pests and Their Pollution-Free Management. Anhui Science & Technology Publishing House, Hefei. 389 pp. [张汉鹄, 谭济才, 2004. 中国茶树害虫及其无公害治理. 合肥: 安徽科学技术出版社. 389 页]

Zhang XL, Meng L, Li BP, 2009. Effects of *Pieris rapae* pupa mass on offspring number, sex ratio, and body size of gregarious parasitoid *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Chinese Journal of Ecology*, 28(4): 677 – 680. [张晓岚, 孟玲, 李保平, 2009. 菜粉蝶蛹体型大小对蝶蛹金小蜂后代数量、性比及体型大小的影响. 生态学杂志, 28(4): 677 – 680]

Zhao DY, Qin CS, Jie RZ, Xu JZ, Yang H, 2012. Investigation on diseases and pests species of *Camellia oleifera* and their occurrence dynamics in Guangdong. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 40(29): 14267 – 14270. [赵丹阳, 秦长生, 揭育泽, 徐金柱, 杨华, 2012. 广东省油茶病虫害种类及发生动态调查. 安徽农业科学, 40(29): 14267 – 14270]

Zhao DY, Qin CS, Xu JZ, Liao FY, Jie RZ, 2015. Relative preferences of *Curculio chinensis* adults for different varieties of tea-oil trees. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 31(17): 100 – 104. [赵丹阳, 秦长生, 徐金柱, 廖仿炎, 揭育泽, 2015. 油茶象甲成虫对油茶寄主选择性研究. 中国农学通报, 31(17): 100 – 104]

Zhou SJ, 1981. Biology and control of camellia weevil *Curculo chinensis* Chevrolat. *Acta Entomol. Sin.*, 24(1): 48 – 52. [周石涓, 1981. 油茶象的生物学及其防治. 昆虫学报, 24(1): 48 – 52]

Zhuang RL, 2008. Oil-tea Camellia of China. 2nd ed. China Forestry Press, Beijing. 366 pp. [庄瑞林, 2008. 中国油茶(第2版). 北京: 中国林业出版社. 366 页]

(责任编辑: 赵利辉)